# BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

208

N° 298 MARS-AVRIL 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.
Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.
Rédacteur général : Dr M.-L. Bauchot.
Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.
Conseiller pour l'illustration : Dr N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;
— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;
— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.
Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.
Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.
Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.
Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.
Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

*International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.*

*BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*
3e série, n° 298, mars-avril 1975, Zoologie 208

# Les rudiments de membres et leur développement embryonnaire chez *Scelotes inornatus inornatus* (A. Smith) (Scincidae, Sauria) [1]

par Albert Raynaud, Jean-Pierre Gasc et Sabine Renous-Lécuru *

**Résumé.** — Quelques exemplaires de *Scelotes inornatus* ont été capturés en octobre 1972 dans la région de Durban, en Afrique du Sud ; ce matériel a permis d'effectuer une étude des rudiments des membres chez l'adulte et chez 8 embryons.

L'étude radiographique des adultes a montré : *a*) qu'il existait une ceinture pelvienne comportant de chaque côté un ilion bien développé, un pubis dirigé cranio-ventralement, mais incomplet, les deux pubis ne se rejoignant pas dans le plan médian (il n'y a pas de symphyse pubienne), et un ischium incomplet ; *b*) qu'il existait un élément du squelette des membres postérieurs, inclus dans les tissus sur les côtés de la région cloacale, sous forme d'un petit osselet correspondant à un fémur rudimentaire.

L'étude embryologique de deux stades relativement précoces du développement met en évidence quelques points remarquables : *a*) Chez les jeunes embryons de *Scelotes inornatus* il se forme des ébauches de membres antérieurs et de membres postérieurs. Les ébauches des membres antérieurs régressent très précocement ; celles des membres postérieurs cessent de s'allonger également très tôt, mais présentent certaines différenciations. On reconnaît en particulier un tissu squelettogène disposé dans l'axe du stylopode et du zeugopode. A ces stades, l'ébauche du fémur est reconnaissable, de même que celle du squelette du zeugopode. L'autopode est frappé précocement de dégénérescence, avant que ne se différencie l'ébauche de son squelette ; quant à l'ébauche du squelette du zeugopode, elle présente déjà, à ce stade précoce, des cellules en dégénérescence. *b*) Au sommet de ces ébauches de membres, on n'a pas trouvé de crête apicale différenciée. Des particularités histologiques suggèrent que cette crête a dû exister. Ce que l'on observe actuellement résulte soit d'une dégénérescence à un stade légèrement antérieur à ceux dont nous disposions (cas de l'ébauche des membres antérieurs), soit d'une régression en cours (cas de l'ébauche des membres postérieurs).

L'étude embryologique suggère que l'arrêt de croissance et la disparition des ébauches des membres antérieurs, l'arrêt de croissance et l'état rudimentaire des ébauches des membres postérieurs, chez les embryons de *Scelotes inornatus*, peuvent s'interpréter comme un arrêt de développement de ces ébauches, très vraisemblablement consécutif à la dégénérescence de la crête apicale. Le mécanisme morphogénétique entrant en jeu serait le même que celui qui intervient chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). De nouvelles recherches vont être entreprises pour vérifier cette interprétation.

**Abstract.** — Some specimens of *Scelotes inornatus* were collected in october 1972, in the vici-

1. Ce travail a été effectué dans le cadre du programme de l'équipe de recherche ER 121 du Centre national de la Recherche scientifique, associée à l'Institut Pasteur.

* *Service d'Embryologie expérimentale de l'Institut Pasteur, 20, rue des Moulins, 95110 Sannois, France, et Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, 75005 Paris.*

nity of Durban, South Africa : on this material was undertaken a study of the rudiments of limbs in the adult and in the embryos.

The radiographic study of the adults shows : *a*) the existence of a pelvic girdle with three components on every side : a well developed ilium, a pubis extending in a cranio-ventral direction and an ischium ; pubis and ischium are incomplete, they do not meet the corresponding bones of the other side ; there are no pubic nor ischial symphyses ; *b*) the presence of a part of the skeleton of the leg, in the lateral wall of the cloacal region, represented by a small bone corresponding to a rudimentary femur.

The embryological study performed on embryos at two young stages of their development establishes : *a*) In all embryos of *Scelotes inornatus*, anlagen of the anterior and of the posterior limbs appear. The anterior limb buds retrogress and disappear at an early stage ; the growth of the posterior limb buds soon ceases but some differentiations occur in these buds : an axial mesodermal condensation in the zeugopod and the stylopod represent an anlage of skeleton of the limb ; the anlagen of the femur and of the zeugopod are present. The autopod degenerates at an early stage, before the apparition of its skeleton ; at the same stage, pycnoses appear in the anlage of the skeleton of the zygopod. *b*) At the top of these limb buds, no apical crest exists ; but histological peculiarities suggest that an apical crest was probably present at an earlier stage and has retrogressed some time before the studied stages (for the anterior limb buds) or is still retrogressing (at the stage examined), for the posterior limb buds.

Embryological study suggests that the arrest of growth and the disparition of the anterior limb buds, the arrest of growth and the rudimentary condition of the posterior limb buds can be interpreted as an arrest of development resulting from an early degeneration, or retrogression, of the apical crest. The morphogenetic mecanism involved in this arrest of development would be similar to the one which is responsible of the arrest of development of the limb buds of the embryos of *Anguis fragilis* (L.). New researches are planned to verify this interpretation.

---

*Scelotes inornatus inornatus*, une des nombreuses espèces de Scincidés d'Afrique du Sud, était connu par sa morphologie externe et tous les auteurs (Smith, 1849 ; Boulenger, 1887 ; Hewitt, 1910 ; Fitzsimons, 1943) avaient noté l'absence totale de membre. Par contre, l'anatomie de ce lézard et en particulier son ostéologie n'avaient fait l'objet d'aucune description, même dans les travaux plus spécialement centrés sur le problème de la réduction des membres chez les lézards sud-africains (Duerdeen, 1922 ; Essex, 1927). De même, le développement embryonnaire de cette espèce ovovivipare, et d'ailleurs d'aucune autre espèce du genre, n'avait été étudié.

En nous fondant sur des observations effectuées chez les embryons d'autres lézards dont les adultes sont apodes nous avons estimé qu'il devait se former des ébauches des membres, d'existence temporaire, chez les embryons de cette espèce de *Scelotes* et nous avons pensé que l'étude de ces ébauches pouvait apporter des données intéressantes relatives aux mécanismes de l'arrêt de développement et de la régression des ébauches des membres ; une interprétation générale de la rudimentation des membres chez les Reptiles, due à un arrêt de développement relevant de perturbations morphogénétiques précises (induction somitique déficiente, dégénérescence de la crête épiblastique apicale) a été récemment formulée par l'un de nous (Raynaud, 1972) et des recherches se poursuivent sur ce sujet. Il était donc intéressant de rechercher si la formation et le développement des ébauches des membres de *Scelotes inornatus* présentaient des particularités s'accordant avec l'hypothèse formulée et permettant de la vérifier.

Dans ce but, une étude des exemplaires adultes, capturés par l'un de nous (J.-P. Gasc)

au cours d'une mission CNRS en Afrique du Sud (en octobre 1972), a été entreprise ainsi qu'une étude des embryons trouvés dans les oviductes des femelles.

Cette étude a montré d'une part qu'il persistait chez l'adulte des membres postérieurs rudimentaires cachés dans la paroi du corps et d'autre part qu'il se formait, chez les embryons, des ébauches de membres antérieurs et de membres postérieurs.

Bien que cette première étude n'apporte pas de réponse complète aux questions posées, en particulier parce que les stades précoces de la formation de l'ébauche des membres font défaut, elle fournit cependant un certain nombre de données favorables à l'interprétation présentée ci-dessus.

Nous examinerons successivement les renseignements apportés sur l'état des membres par l'étude des adultes et par celle des embryons.

## I. Examen des individus adultes

Quatre individus (3 femelles et 1 mâle) provenant des environs de Durban (Natal) ont été étudiés par la radiographie et l'un d'eux disséqué. Ces animaux, qui vivent dans le sol meuble en se nourrissant de petits insectes et, probablement, surtout de fourmis et de termites, ont une longueur totale comprise entre 140 et 160 mm, la queue en occupant la moitié lorsqu'elle est intacte. Le diamètre maximum du corps est de 5 mm.

Le crâne est séparé du sacrum par 54 à 56 vertèbres, soit plus du double du chiffre moyen (26) rencontré chez les Scincidés à membres développés (Hoffstetter et Gasc, 1969).

La première paire de côtes est portée par la quatrième vertèbre ; elle est suivie par deux côtes courtes et une côte longue avant la première des trois côtes sternales. La région cervicale, telle qu'elle est définie classiquement (Stannius, 1849 ; Hoffstetter et Gasc, 1969), comprend ainsi 3 + 3 + 1 = 7 vertèbres, soit une unité de moins que chez les Scincidés à membres développés.

L'ensemble de la ceinture pectorale montre une réduction en dimension, mais tous les éléments, scapula, coracoïde, clavicule, interclavicule, sont présents et reconnaissables. Le sternum est en rapport avec trois paires de côtes. Il n'y a toutefois aucune trace de membre antérieur. En arrière du sternum, les segments distaux des côtes s'unissent sur la ligne médiane et forment une succession de dix chevrons parasternaux. Ce caractère n'est pas propre aux lézards apodes, mais il oppose parmi ceux-ci les Scincomorphes aux Anguimorphes qui en sont dépourvus (Gasc, 1967).

Le sacrum est constitué de deux vertèbres ankylosées : les côtes sacrées sont inégales, la première étant plus robuste et la seconde échancrée distalement comme chez de nombreux Sauriens. La première vertèbre caudale porte une paire de côtes soudées, non différenciées en lymphapophyses, mais simplement échancrées. Les premières hémapophyses (os chevrons) sont situées entre la troisième et la quatrième caudale, la première fissure autotomique apparaît sur la sixième.

A l'emplacement du membre pelvien, le tégument montre une légère dépression (fig. 2). La ceinture pelvienne comprend les 3 éléments typiques et facilement reconnaissables, bien que particulièrement grêles (fig. 1 et 2). Les deux parties, gauche et droite, ne sont pas unies ventralement par une symphyse. L'ilion, bien développé, est articulé avec les deux

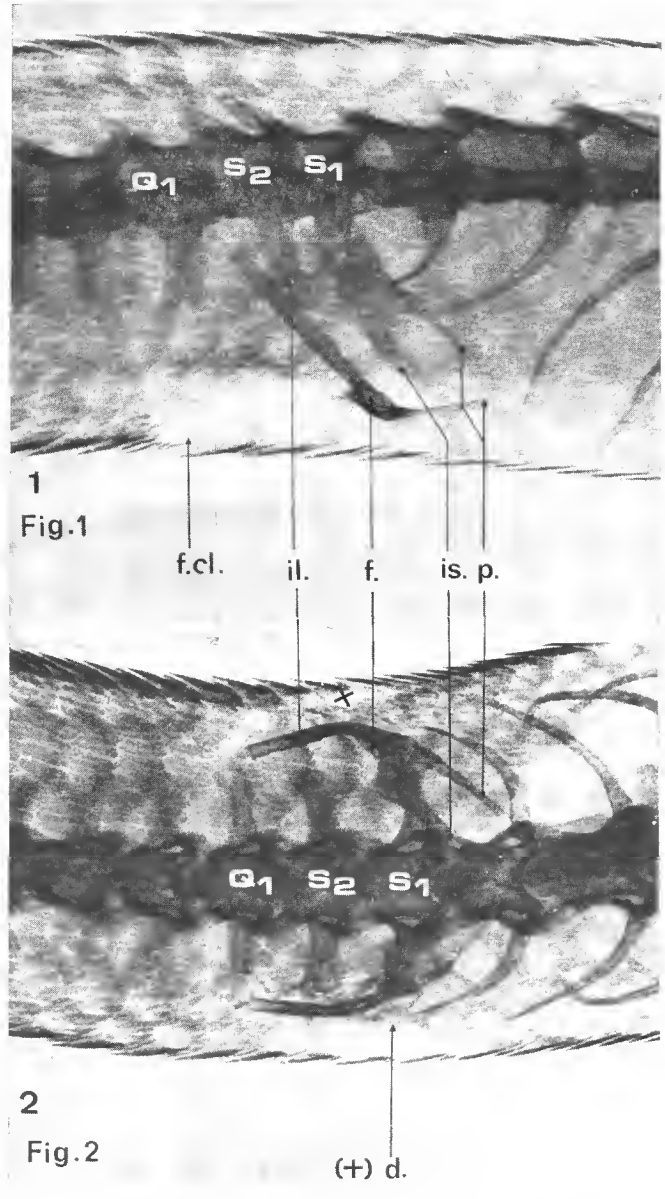



Fig. 1. — Radiographies en vue latérale légèrement oblique de la région pelvienne de *Scelotes inornatus inornatus* mâle. (Tension 25Kv, débit 3 ma, temps de pose 2 mn.)

f. : fémur ; f.cl. : fente cloacale ; il. : ilion ; is. : ischion ; p. : pubis ; Q1 : première vertèbre caudale ; S1, S2 : vertèbres sacrées.

Fig. 2. — Radiographie en vue dorsale de la région pelvienne de *Scelotes inornatus inornatus* mâle.

d. : image de la dépression latérale du tégument au niveau de la ceinture ; f. : fémur ; il. : ilion ; is. : ischion ; p. : pubis ; Q1 : première vertèbre caudale ; S1, S2 : vertèbres sacrées avec leurs côtes respectives.

vertèbres sacrées (fig. 3 et 4) ; il prend la forme d'une baguette recourbée dorsalement en direction caudale. L'ischion et le pubis sont parallèles en vue latérale comme en vue ventrale : tous deux sont obliques dorso-ventralement en direction craniale et se placent ainsi dans le prolongement de l'ilion. Le pubis montre un processus pectiné bien prononcé et s'amincit en baguette jusqu'au voisinage de la ligne médio-ventrale, face à l'avant-dernière vertèbre troncale. Le bord caudal de l'ischion présente une échancrure entre la région d'insertion du fémur et la tubérosité ischienne, très saillante ; ventralement, l'ischion se prolonge en lame courbe jusqu'au niveau de la vertèbre présacrée.

Le fémur, dont rien extérieurement ne permet de supposer l'existence, est une petite pièce aplatie latéralement, appliquée contre l'ilion et dressée en direction dorsale ; il entre en contact avec le bord caudal du pelvis, un peu dorsalement par rapport à la ligne unissant la tubérosité ischienne et le processus pectiné. Il n'y a pas de véritable cavité acétabulaire dans le pelvis, ni de reliefs particuliers sur le fémur.

L'ostéologie de la région pelvienne de l'adulte se caractérise donc, chez *Scelotes inornatus*, par la réduction en dimension des pièces des ceintures pectorale et pelvienne qui conservent toutefois des rapports typiquement sauriens avec l'axe vertébral, par l'absence de membre antérieur et, pour le membre postérieur, par la réduction considérable du stylopode qui n'apparaît pas hors de la paroi du corps et par l'absence totale des zeugopode et autopode.

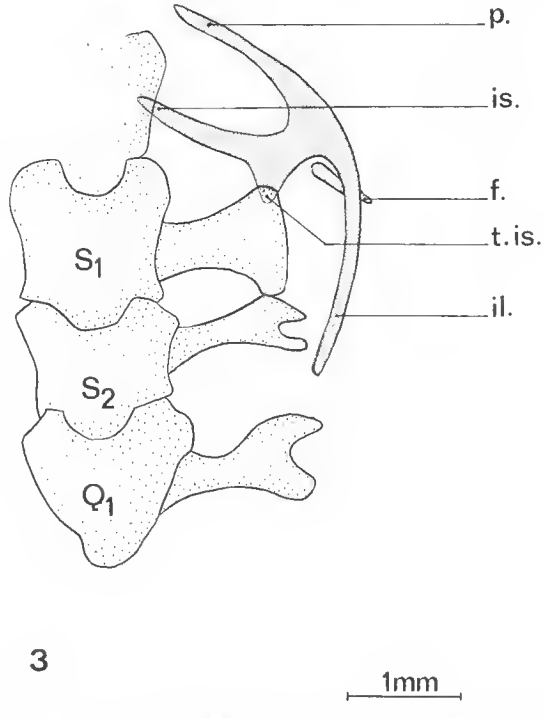



Fig. 3. — Interprétation d'une radiographie en vue dorsale de la région pelvienne de *Scelotes inornatus inornatus*.

f. : fémur ; il. : ilion ; is. : ischion ; p. : pubis ; Q1 : première vertèbre caudale ; S1, S2 : vertèbres sacrées ; t.is. : tubérosité ischienne.

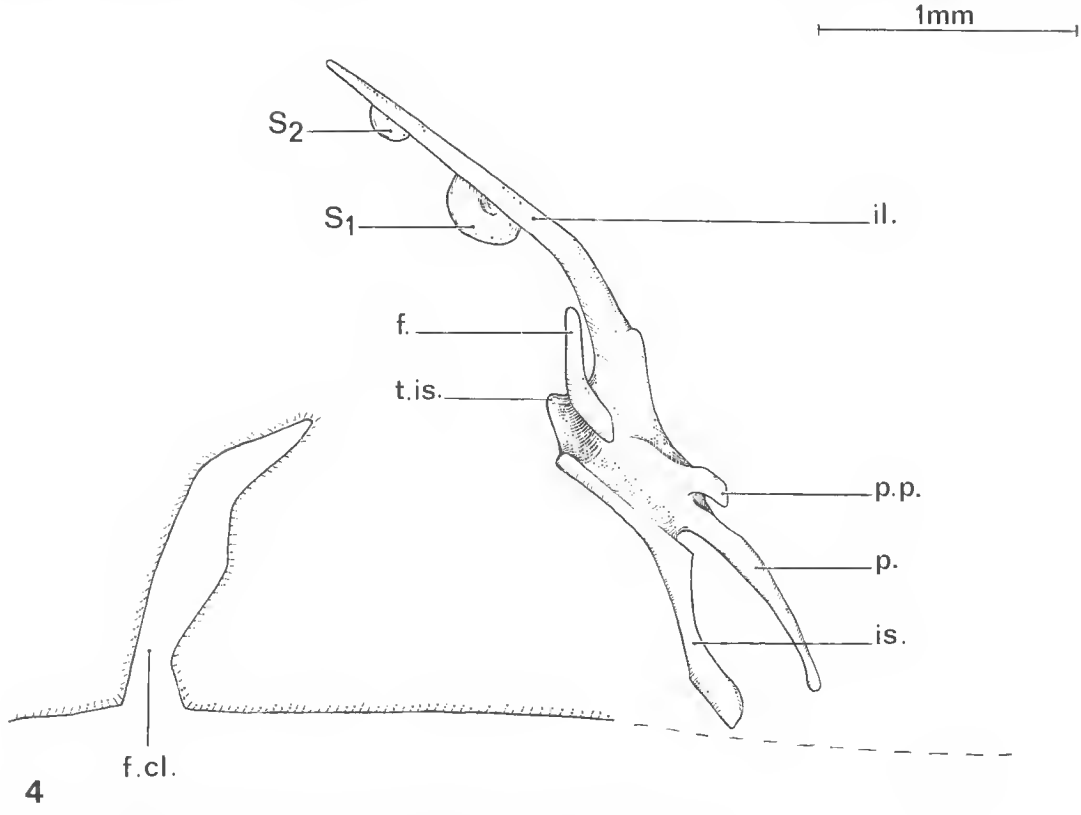



FIG. 4. — Vue latérale de la moitié droite de la ceinture pelvienne.
f. : fémur ; f.cl. : fente cloacale ; il. : ilion ; is. : ischion ; p. : pubis ; p.p. : processus pectiné ; S1, S2 : extrémités latérales des pleurapophyses sacrées.

## II. Étude embryologique du développement et de la régression des membres

Le matériel destiné à l'étude embryologique comportait un lot de trois embryons (groupe I) relativement jeunes, de la même portée, et un lot de 5 embryons plus âgés (groupe II) appartenant aussi à la même portée. Ce matériel a d'abord été examiné à la loupe binoculaire, ce qui a permis de définir les stades du développement grâce aux critères de la morphologie externe ; les embryons ont été photographiés puis, après inclusion à la paraffine, ils ont été coupés en série de 7,5 μ d'épaisseur et étudiés histologiquement.

### Embryons du groupe I

Ce sont des embryons de 4 mm de longueur totale (distance courbure cervicale-courbure caudale) et de 2,3 mm de longueur de tête (nuque-extrémité frontale). Leur morpho-

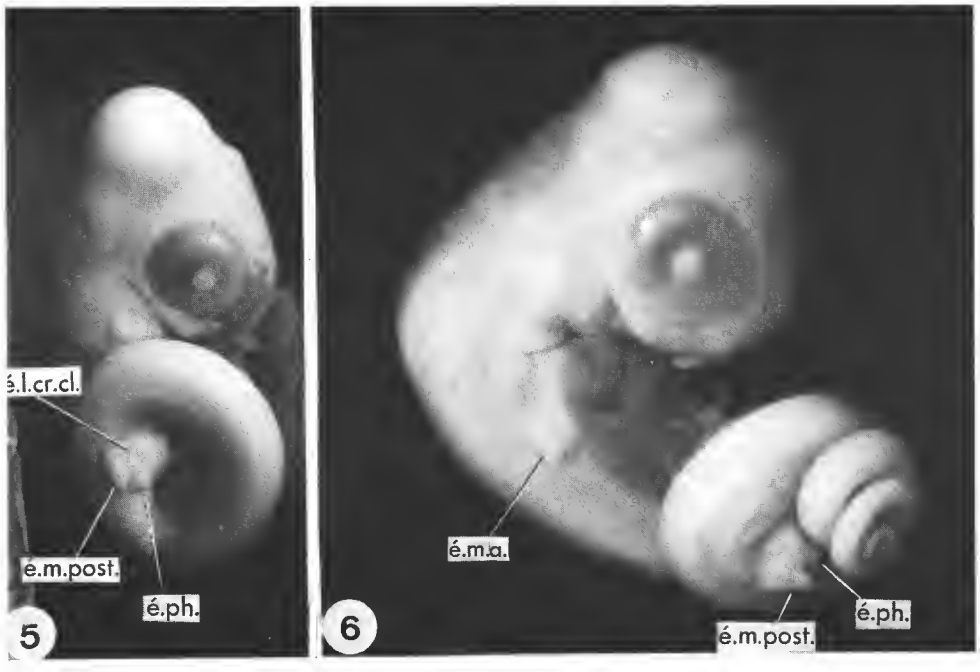



Fig. 5 et 6. — Deux embryons de *Scelotes inornatus* appartenant au groupe I. Les ébauches des membres antérieurs (é.m.a.) sont déjà réduites, celles des membres postérieurs (é.m.post.) sont mieux développées et font saillie sur les bords latéraux de la région cloacale (é.ph. : ébauche phallique ; é.l.cr.cl. : ébauche de la lèvre craniale du cloaque).
(Fig. 5 : × 16 ; fig. 6 : × 19.)

logie générale est visible sur les figures 5 et 6 : les embryons ne sont pas pigmentés, à l'exception des yeux qui sont dépourvus de papilles sclérales ; les creux olfactifs sont encore largement ouverts mais leurs bords sont rapprochés ; dans la région du cou, on n'aperçoit nettement que les deux derniers arcs branchiaux ; le mésencéphale est proéminant ; il existe chez ces embryons de courtes ébauches de membres : des vestiges très réduits des membres antérieurs (fig. 6) et des ébauches de membres postérieurs faisant saillie sur les côtés latéraux de la région cloacale ; ces dernières sont formées de deux parties : une base assez large, prolongée par un petit bourgeon cylindrique. Tandis que l'ébauche du membre antérieur ne mesure plus que 0,1 mm de longueur à ce stade, l'ébauche du membre postérieur atteint, de sa base à l'extrémité distale, une longueur totale de 0,30 à 0,35 mm, suivant les individus. Du côté médian de chaque ébauche de membre postérieur, existe une petite saillie (é.ph., fig. 6) qui est l'ébauche de l'hémipénis correspondant.

L'examen microscopique des embryons de ce groupe met en évidence les faits suivants :

*a* — En ce qui concerne le stade embryonnaire atteint, on note que les embryons se trouvent au stade de la crête génitale et que les canaux de Müller ne sont pas encore formés ; sur le bord latéro-ventral de la partie craniale des mésonéphros, l'épithélium cœlomique est épaissi pour former la plaque müllérienne, mais l'*ostium tubae* n'est pas encore formé.

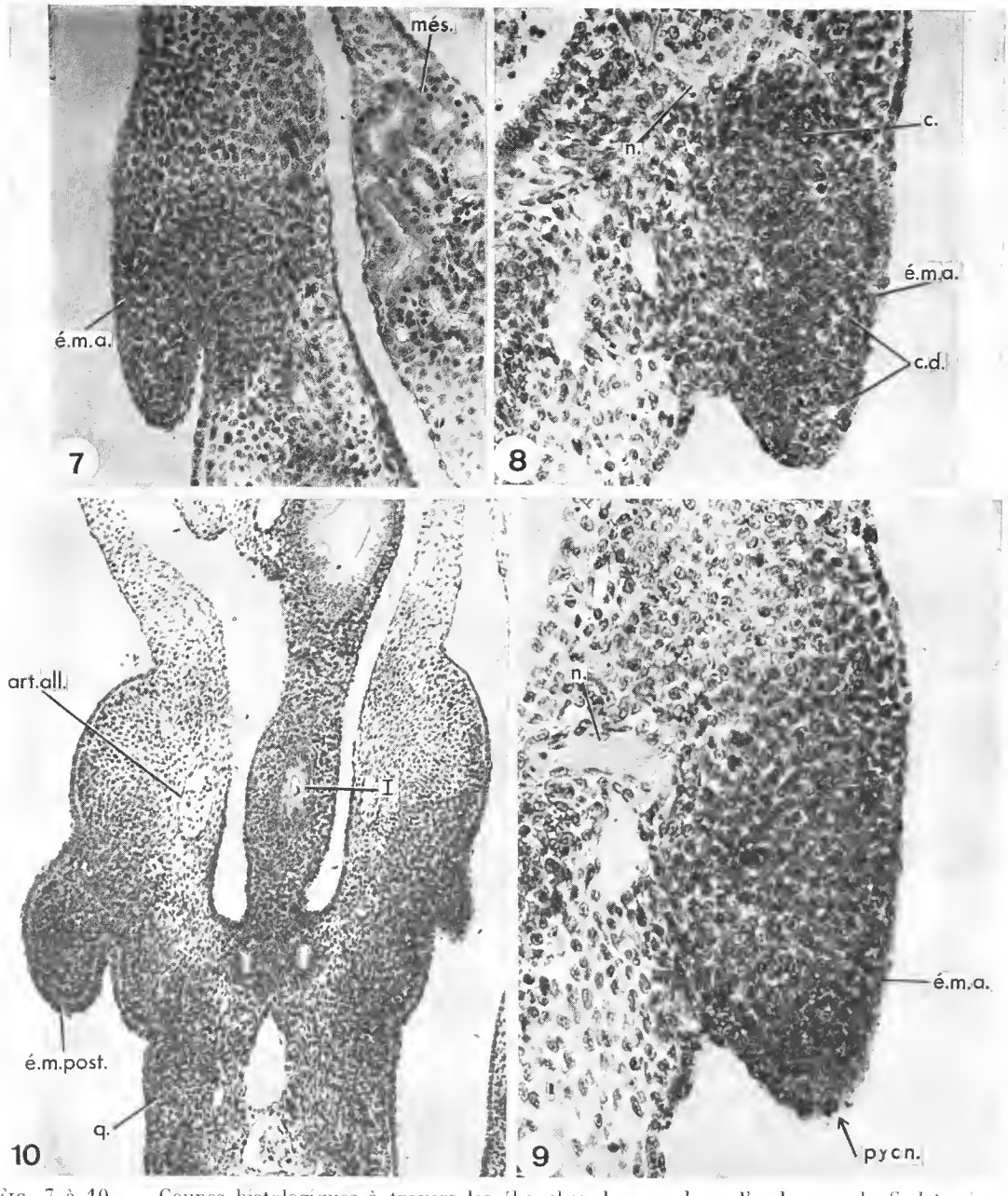



Fig. 7 à 10. — Coupes histologiques à travers les ébauches des membres d'embryons de *Scelotes inornatus* appartenant au groupe I.

7, 8, 9 : Coupes à travers des ébauches des membres antérieurs (é.m.a.) : ces ébauches sont en voie de régression ; on distingue des cellules mésoblastiques en dégénérescence sur la figure 8 ; sur la figure 9 la flèche montre, à l'apex de l'ébauche du membre, de nombreuses cellules en dégénérescence dans l'épiblaste : ce sont là, très vraisemblablement, les restes d'une crête apicale épiblastique qui a dû dégénérer à un stade légèrement antérieur (més. : tubules mésonéphritiques ; n. : nerf ; pycn. : pycnoses).

10 : Coupe intéressant la partie postérieure du tronc d'un embryon et une ébauche de membre postérieur (é.m.post.) ; cette ébauche comporte une base renflée et un prolongement saillant.

art. all. : artère allantoïdienne ; c. : condensation mésoblastique à l'intérieur de l'ébauche du membre ; c.d. : cellules en dégénérescence ; I. : intestin postérieur ; n. : nerf ; pycn. : pycnoses.

(Fig. 7 : × 197 ; fig. 8 : × 278 ; fig. 9 : × 313 ; fig. 10 : × 106.)

*b* — Les ébauches des membres antérieurs présentent la structure visible sur la figure 7 : elles sont constituées par une saillie de la paroi latérale antérieure du corps, dirigée dorsalement et vers l'arrière ; l'ébauche est formée essentiellement par un amas dense de cellules mésoblastiques dans lequel pénètrent des nerfs et un vaisseau ; la densité du mésoblaste augmente en allant de la base vers l'apex de l'ébauche ; en outre, une condensation mésoblastique s'étend dans l'axe de la partie moyenne de l'ébauche ; plusieurs cellules mésoblastiques sont en mitose mais, dans la partie distale de l'ébauche, on trouve de nombreuses pycnoses (fig. 8). L'épiblaste qui recouvre l'ébauche est mince ; il n'existe pas, à ce stade, d'épaississement apical pouvant correspondre à une crête épiblastique apicale mais, fait important, à l'apex on observe de nombreuses pycnoses dans l'épiblaste (fig. 9) : il est vraisemblable qu'elles constituent les derniers témoins de la dégénérescence d'une crête apicale qui a dû exister à un stade antérieur ; rappelons que chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) des pycnoses s'observent dans l'épiblaste apical de l'ébauche du membre, un certain temps après le stade de la dégénérescence intensive de la crête apicale.

*c* — Les ébauches des membres postérieurs comportent (fig. 10) une base renflée, formée d'un tissu mésoblastique de type mésenchymateux assez lâche, prolongée par une partie distale constituée d'un amas plus dense de cellules mésoblastiques. L'ébauche est recouverte d'un épiblaste mince mais à l'apex de la partie distale l'épiblaste, un peu plus épais, comporte deux ou trois assises de cellules disposées irrégulièrement (avec quelques noyaux orientés perpendiculairement à la basale) ; des emplacements vides, au sein de ces assises, témoignent de la disparition de certaines cellules ; comme pour l'ébauche du membre antérieur, ces aspects histologiques peuvent très vraisemblablement s'interpréter comme derniers vestiges d'une crête apicale qui aurait dégénéré il y a peu de temps. Dans le mésoblaste de l'ébauche du membre, il existe encore des cellules en mitose et on y trouve également des pycnoses. Un vaisseau sanguin court dans la partie distale de l'ébauche, parallèlement à son bord marginal, et des nerfs pénètrent également dans le mésoblaste.

**Embryons du groupe II**

Ce sont des embryons (fig. 11 et 12) mesurant environ 5 mm de longueur (distance courbure cervicale-courbure caudale) ; ils ne sont pas pigmentés, à l'exception de l'œil qui est encore dépourvu de papilles sclérales ; la paupière commence à se soulever autour de l'œil. La longueur de la tête, dans le sens antéro-postérieur (distance nuque-extrémité frontale), est comprise entre 2,7 et 3 mm suivant les individus ; la narine externe est formée ; on ne voit plus trace du sillon olfactif, mais il y a encore une petite encoche à la lèvre supérieure, en dessous de la narine. Les arcs viscéraux ne sont plus visibles. Ces embryons possèdent des ébauches de membres : il existe encore un très petit vestige de l'ébauche du membre antérieur sous forme d'une petite excroissance conique de 0,05 à 0,1 mm de hauteur ; il existe des ébauches de membres postérieurs (fig. 11 et 12) mesurant 0,35 à 0,40 mm de longueur totale et formées chacune d'une partie basale assez large, prolongée par un segment distal ayant la forme d'un petit bourgeon cylindrique de 0,20 mm de longueur et de 0,15 mm de diamètre transversal ; ce bourgeon est légèrement recourbé en direction dorsale. Sur chaque côté du tronc, l'ébauche du membre antérieur est réunie à l'ébauche du membre postérieur par une étroite bande longitudinale, légèrement surélevée, semblable à celle qui s'observe, dans la même position, chez l'embryon d'Orvet et qui représente un

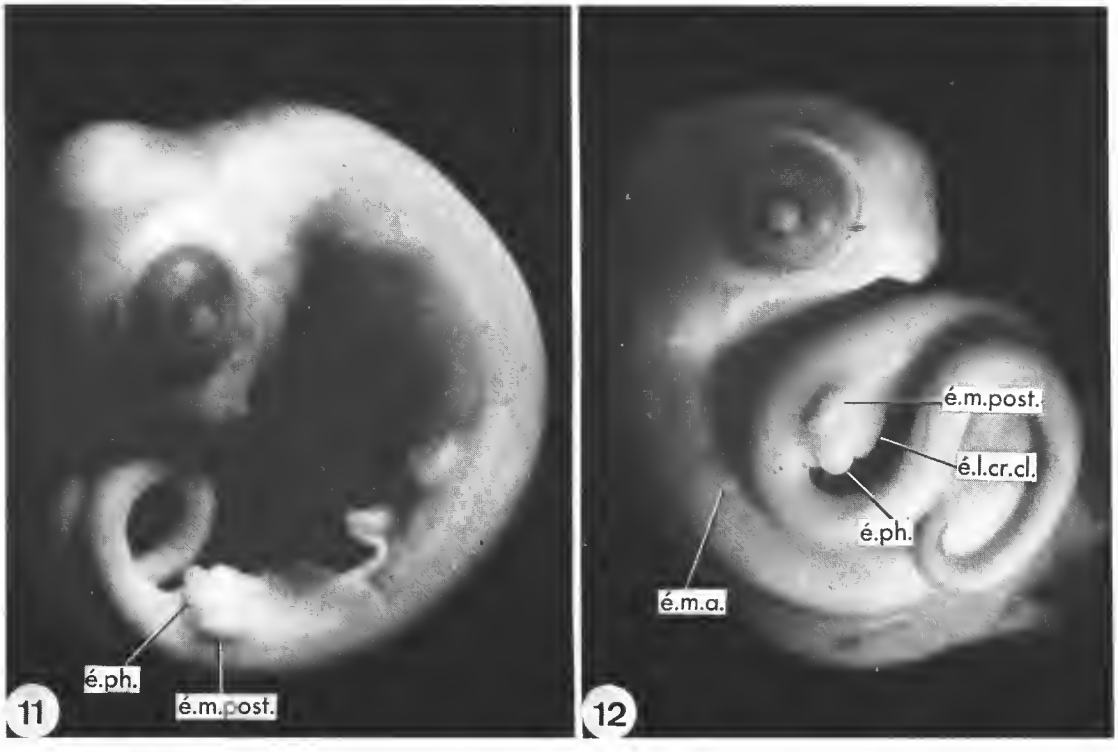



Fig. 11 et 12. — Deux embryons de *Scelotes inornatus* appartenant au groupe II. Les ébauches des membres antérieurs (é.m.a.) ont presque totalement régressé ; celles des membres postérieurs (é.m.post.) sont saillantes et bien visibles sur les côtés de la région cloacale (é.l.cr.cl. : ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; é.ph. : ébauche phallique).
(Fig. 11 : × 13,7 ; fig. 12 : × 15.)

reste de la crête de Wolff. La lèvre craniale du cloaque forme un bourrelet transversal ; les ébauches phalliques se présentent sous la forme de deux bourgeons saillants, atteignant 0,3 à 0,4 mm de longueur.

L'examen microscopique montre que chez ces embryons les glandes génitales sont encore au stade de la bandelette génitale sexuellement indifférenciée ; les canaux de Müller commencent à se former : l'*ostium tubae* est présent, suivi par un très court segment du canal de Müller ; le stade du développement atteint par ces embryons correspond à celui d'embryons d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) pesant de 60 à 65 mg.

Les ébauches des membres présentent la structure suivante :

*Ébauches des membres antérieurs*

Elles sont réduites à une minuscule saillie de 40 à 50 μ de hauteur (fig. 13), formée d'un petit amas, dense, de cellules mésoblastiques, recouvert par un épiblaste très mince ; de

nombreuses pycnoses s'observent dans le mésoblaste et dans l'épiblaste : la destruction de ces ébauches se poursuit. En dessous d'elles, une condensation mésoblastique représente l'ébauche de la ceinture pectorale.

*Ébauches des membres postérieurs*

Contrairement à ce qui s'est passé pour les membres antérieurs, les ébauches des siembres postérieurs n'ont pas régressé ; si elles ne se sont pas allongées, elles se sont épaismes et ont été le siège de diverses différenciations (fig. 14 à 17) : à la base de l'ébauche est situé un amas cellulaire représentant l'ébauche de la ceinture pelvienne ; de cet amas part une condensation mésoblastique, grossièrement cylindrique et assez large, qui occupe la partie centrale de la partie basale de l'ébauche du membre ; cette condensation se prolonge dans la partie distale de l'ébauche du membre sous forme d'un cordon cylindrique plus étroit que le précédent et qui se termine avant d'atteindre l'extrémité de l'ébauche (fig. 15) ; il ne pénètre donc pas dans la partie tout à fait distale qui doit correspondre à l'autopode. Ces condensations mésoblastiques situées dans l'axe des deux parties de l'ébauche représentent l'ébauche du futur squelette du membre ; on se trouve à un stade antérieur à celui de la chondrification mais on peut déjà reconnaître, dans la condensation proximale, l'ébauche d'un fémur et, dans la condensation qui lui fait suite, l'ébauche du squelette du zeugopode.

Dans la partie tout à fait distale de l'ébauche du membre, l'examen microscopique montre la présence d'un vaisseau sanguin et également de débris cellulaires, de pycnoses et d'espaces vides ou lacunaires : une destruction cellulaire intense a lieu dans cette partie tout à fait distale qui correspond à l'autopode (fig. 14 à 17).

L'épiblaste qui recouvre l'ébauche du membre est très mince ; toute trace d'une différenciation apicale a disparu ; quelques pycnoses s'observent encore çà et là, dans l'épiblaste.

## Discussion

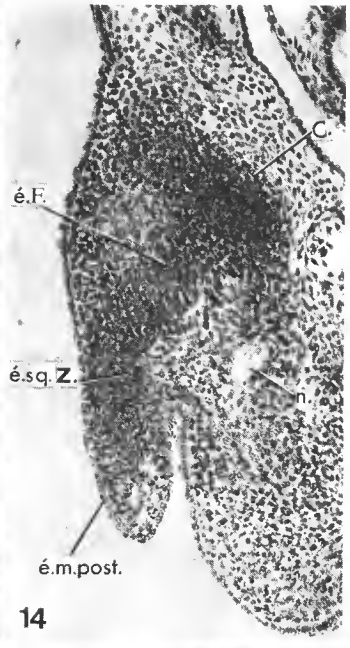
L'étude de ces embryons de *Scelotes inornatus* a mis en évidence les points suivants :

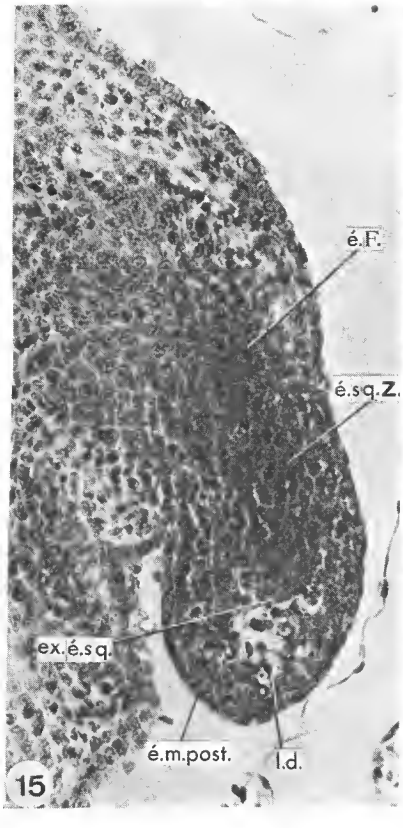
a — Il se forme, chez les embryons jeunes, des ébauches de membres antérieurs et des ébauches de membres postérieurs.

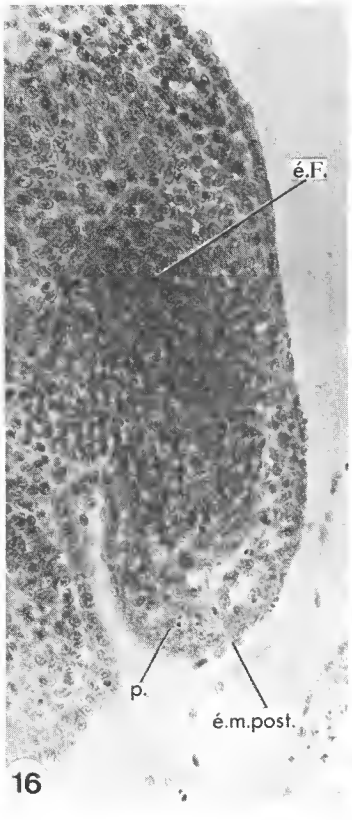
*b* — Les ébauches des membres antérieurs régressent très tôt : chez les embryons du groupe II, au stade auquel le sillon olfactif se ferme pour former la narine externe, il n'existe plus que de minuscules vestiges, en voie de destruction, des ébauches des membres antérieurs, et on n'en retrouve plus trace après la naissance.

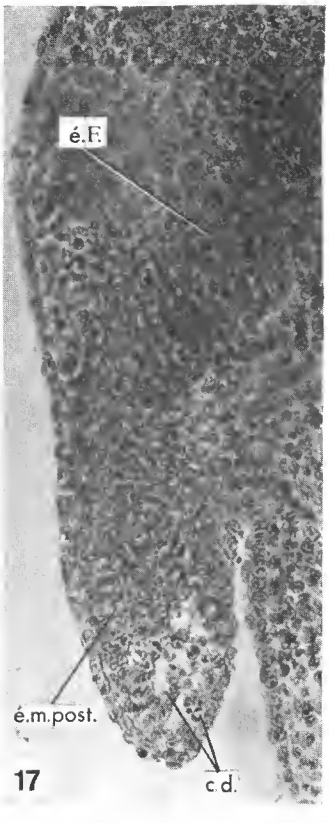
*c* — Les ébauches des membres postérieurs atteignent un degré de développement et de différenciation plus avancé que les ébauches des membres antérieurs ; si, à partir du stade I, l'allongement des membres postérieurs est pratiquement arrêté, la différenciation de ces ébauches se poursuit, et chez les embryons du groupe II on reconnaît, dans la base de ces ébauches, une condensation mésoblastique représentant l'ébauche d'un fémur, et, en avant d'elle, l'ébauche du squelette du zeugopode. Le degré de développement atteint laisse présumer que ces différenciations pourraient persister ; nous n'avons pu étudier des

é.m.a.
C.
13


C.
é.F.
é.sq.Z.
n.
é.m.post.
14


é.F.
é.sq.Z.
ex.é.sq.
é.m.post.
l.d.
15


é.F.
p.
é.m.post.
16


é.F.
é.m.post.
c.d.
17

stades plus avancés du développement, mais l'étude radiographique des adultes a montré la présence, à l'intérieur des tissus de la paroi du corps, de chaque côté de la région cloacale, d'un fémur rudimentaire. L'autopode et le zeugopode disparaissent : l'étude microscopique nous a montré que la destruction de l'ébauche de l'autopode s'effectuait à un stade précoce (chez les embryons du groupe II) ; la régression du zeugopode doit s'effectuer plus lentement bien que l'on trouve déjà, chez les embryons du groupe II, des pycnoses dans la condensation cellulaire représentant l'ébauche du squelette du zeugopode (fig. 17).

*d* — L'examen histologique montre qu'il n'existe pas de crête apicale au sommet de ces ébauches rudimentaires de membres dans les stades embryonnaires étudiés (embryons du groupe I et du groupe II). Cependant, chez les embryons du groupe I, de nombreuses cellules en dégénérescence sont présentes dans l'épiblaste apical des ébauches des membres antérieurs ; et, chez les embryons du groupe II, un nombre plus considérable de cellules, mêlées à des débris cellulaires, s'observe au sommet des ébauches des membres postérieurs. En se fondant sur des observations semblables effectuées chez les embryons d'Orvet (*Anguis fragilis* L.), on peut interpréter ces particularités de l'épiblaste apical comme les vestiges de crêtes apicales qui ont dû être frappées de dégénérescence à un stade de développement légèrement antérieur.

*e* — L'étude embryologique et les particularités de l'épiblaste qui viennent d'être mentionnées dans le paragraphe précédent permettent d'envisager une interprétation de la disparition précoce des ébauches des membres antérieurs et de l'arrêt de croissance des membres postérieurs, chez ces embryons de *Scelotes inornatus*.

L'un de nous (Raynaud, 1962, 1963, 1971, 1972) a montré que chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis*) la dégénérescence spontanée et précoce de la crête apicale de l'ébauche des membres était suivie par l'arrêt de croissance puis par la régression et la disparition de ces ébauches de membres ; il est probable que le mécanisme morphogénétique qui entre en jeu dans ce cas est le même que celui qui intervient dans les expériences d'excision chirurgicale de la crête apicale du membre de l'embryon de poulet, à savoir la suppression

Fig. 13 à 17. — Coupes histologiques à travers les ébauches des membres d'embryons de *Scelotes inornatus* appartenant au groupe II.

13 : Coupe à travers le résidu de l'ébauche du membre antérieur (é.m.a.) ; cette ébauche n'est plus représentée que par une petite saillie mésoblastique recouverte par un épiblaste très mince (C. : condensation mésoblastique représentant l'ébauche de la ceinture pectorale).

14 à 17 : Coupes à travers les ébauches des membres postérieurs (é.m.post.). Sur la figure 14 on reconnaît la forte condensation mésoblastique (C.) constituant l'ébauche de la ceinture pelvienne et, dans la partie basale de l'ébauche du membre, la condensation mésoblastique constituant l'ébauche du fémur (é.F.) prolongée par une seconde condensation (qui s'enfonce dans le segment distal de l'ébauche du membre sans atteindre son extrémité) représentant l'ébauche du squelette du zeugopode (é.sq.Z.). (n. : nerf). Les figures 15, 16 et 17 montrent la dégénérescence cellulaire qui se produit à ce stade dans la partie distale, correspondant à l'autopode, de l'ébauche du membre postérieur (é.m.post.) de ces embryons ; l'extrémité de la condensation mésoblastique représentant l'ébauche du squelette (ex.é.sq.) n'atteint pas l'extrémité distale de l'ébauche du membre ; entre cette condensation squelettogène et l'apex de l'ébauche du membre s'étend une zone correspondant au territoire de l'autopode, renfermant des plages (l.d.) optiquement vides, laissées par des cellules dégénérées à côté de nombreuses cellules pycnotiques (p.) (c.d. : cellules en dégénérescence ; é.F. : ébauche du fémur ; é.sq.Z. : ébauche du squelette du zeugopode ; p. : pycnoses).

(Fig. 13 : × 366 ; fig. 14 : × 147 ; fig. 15 et 16 : × 287 ; fig. 17 : × 294.)

du facteur inducteur élaboré par la crête apicale, facteur qui commanderait la croissance et la différenciation du mésoblaste de l'ébauche du membre (Saunders, 1948).

Ainsi, une régression précoce de la crête apicale que l'étude histologique laisse supposer, dans les ébauches des membres antérieurs de *Scelotes inornatus*, permettrait d'expliquer l'arrêt de développement et la régression totale de ces ébauches.

Dans les ébauches des membres postérieurs, la régression de la crête apicale présumée a dû se produire à un stade un peu plus tardif, ce qui a dû permettre une certaine croissance (la longueur totale de ces ébauches atteint 0,35 mm) et la réalisation de certaines différenciations (ébauches du squelette) ; la disparition de la crête épiblastique apicale (que suggèrent certaines particularités histologiques) a dû, ensuite, déterminer l'arrêt de croissance ultérieure de ces ébauches, mais les différenciations internes se sont partiellement maintenues. Le cas de ces ébauches de membres postérieurs des embryons de *Scelotes inornatus* est probablement à rapprocher de celui des appendices postérieurs du *Python reticulatus* (Raynaud, 1972, 1973).

Ainsi, l'arrêt de croissance des ébauches des membres antérieurs puis leur régression d'une part, l'arrêt de croissance et l'état rudimentaire des ébauches des membres postérieurs d'autre part, peuvent s'interpréter selon la conception élaborée antérieurement par l'un de nous (voir Raynaud, 1962), c'est-à-dire essentiellement comme des arrêts de développement consécutifs à la disparition précoce de la crête apicale qui a dû exister au sommet de l'ébauche des membres.

Mais, d'autre part, la dégénérescence spontanée de la crête apicale a été mise en rapport avec une déficience présumée de l'action somitique chez les Reptiles serpentiformes (Raynaud, 1972) ; cet aspect du problème n'a pu être abordé ici car les stades embryonnaires de *Scelotes* dont nous disposions étaient légèrement trop avancés pour que les relations entre les prolongements somitiques et la somatopleure puissent être étudiées et comparées à celles d'embryons de Reptiles à membres normaux ; rappelons que chez l'Orvet (*Anguis fragilis*) on observe (Raynaud et Vasse, 1968, 1969) une réduction du nombre des somites qui envoient un prolongement ventral dans le territoire présomptif (somatopleure) du membre ; cela fera l'objet d'une étude ultérieure sur du nouveau matériel. Cette étude devra permettre, également, de vérifier le degré de différenciation atteint par la crête épiblastique qui doit se former à l'apex de l'ébauche du membre et les modalités de la régression (qui peut être plus ou moins rapide) de cette crête ; éventuellement, on recherchera si d'autres facteurs n'interviennent pas dans l'arrêt de développement et la régression des ébauches des membres.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Boulenger, G. A., 1887. — Catalogue of the Lizards in the British Museum. III : 415.

Duerden, J. E., 1922. — Degenerations of limbs in South African serpentiform Lizards. *S. Afr. J. Sci.*, **19**.

Essex, R., 1927. — Studies in reptilian degeneration. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **2** : 879-945.

Fitzsimons, V. F., 1943. — The Lizards of South Africa. *Transv. Mus. Mem.*, Pretoria, **1** : 528.

Gasc, J. P., 1967. — Retentissement de l'adaptation à la locomotion apode sur le squelette des Squamates. *In* : Problèmes actuels de Paléontologie, CNRS, Paris : 373-394, 16 fig.

HEWITT, J., 1910. — A key to the South African species of Geckonidae, Scincidae, Gerrhosauridae and Lacertidae, together with some notes on the specific characters and a brief summary of the known facts of their distribution. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **2** : 77-115.

HOFFSTETTER, R., et J. P. GASC, 1969. — Vertebrae and Ribs. *In* : GANS, BELLAIRS, PARSONS, Biology of Reptilia, Academic Press, London and New York, Morphology A, I : 201-310.

RAYNAUD, A., 1962 *a*. — Les ébauches des membres de l'embryon d'Orvet. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 3449-3451.

— 1962 *b*. — Étude histologique de la structure des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.) au cours de leur développement et de leur régression. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **254** : 4505-4507.

— 1963. — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **88** : 299-324.

— 1971. — Sur le développement des ébauches des membres postérieurs et de la ceinture pelvienne de l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **273** : 181-184.

— 1927 *a*. — Étude embryologique de la formation des appendices postérieurs et de la ceinture pelvienne chez le Python réticulé (*Python reticulatus*). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér., A, Zool., **76** : 1-31.

— 1972 *b*. — Morphogenèse des membres rudimentaires chez les Reptiles : un problème d'embryologie et d'évolution. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** : 469-485.

— 1974. — Stades précoces du développement de la région cloacale et des appendices postérieurs chez l'embryon de *Python reticulatus* (Schneider, 1801). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 225, Zool. 153 : 705-720.

RAYNAUD, A., et J. VASSE, 1968. — Les relations entre les somites et les ébauches des membres antérieurs chez l'embryon d'Orvet (*Anguis fragilis* L.). *Archs Anat. microsc. Morph. exp.*, **57** : 227-254.

RAYNAUD, A., et J. VASSE, 1969. — Les relations entre les somites et la crête de Wolff, chez les embryons de Reptiles. *Archs Biol., Paris*, **80** : 95-120.

SAUNDERS, J. W., 1948. — The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. *J. Exp. Zool.*, **108** : 363-404.

SMITH, A., 1849. — Illustrations of the Zoologie of South Africa, Reptiles, Appendix. London, Smith, Elder and Co : 12.

STOKELY, P. S., 1947. — Limblessness and correlated changes in the girdles of a comparative morphological series of Lizards. *Am. Midl. Nat.*, **38** : 725-754.

STANNIUS, H., 1849. — Nouveau manuel d'Anatomie comparée. II. Animaux vertébrés, Roret, Paris.

*Manuscrit déposé le 2 mai 1973.*

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 298, mars-avril 1975, Zoologie 208 : 537-551.

*Achevé d'imprimer le 19 juillet 1975.*

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 001 5

## Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.